

El concepto de asociación en las comunidades rupícolas

POR

V. H. HEYWOOD

Durante mis investigaciones sobre la vegetación de la provincia de Jaén me han impresionado las excepcionales dificultades halladas al tratar de delimitar las comunidades rupícolas en unidades más o menos naturales. Es preciso advertir, desde un principio, que estos problemas se suman a los propios de la bien conocida controversia relativa a la naturaleza y definición de la asociación vegetal. Sin embargo, conviene considerar antes los diversos puntos de vista mantenidos en esta controversia.

El desarrollo de la fitosociología (geobotánica) en España ha prestado poca atención al concepto de asociación si se excluye la contribución inicial de H. del Villar (1929), cuyas ideas y metodología han sido, en gran parte, abandonadas. Hoy en día, los geobotánicos españoles parece que constituyen tres escuelas diferentes.

a) La escuela «Forestal», cuyos protagonistas principales son Ceballos y Bolaños. Dentro de los restringidos tipos de comunidades investigadas por este grupo; es decir, las de importancia forestal como son las comunidades arbóreas y fruticasas, no han intentado introducir más sistema de clasificación que el general de los tipos de formación (pinares, matorrales, etc.). En cierta manera, cabe compararla con la escuela de Clements, de predominio fisiognómico. Su punto de vista está claramente explicado por Ce-

ballos y Ortuño (1951), que dicen (p. 5): «Si no hemos hecho meticulosos inventarios de especies sobre cuadrículas replanteadas en el terreno, ni hemos sentido la menor preocupación por sistematizar y dar nombres, más o menos complicados a las agrupaciones de plantas observadas, ha sido, en parte, por falta de fe en la utilidad de estos procedimientos; pero principalmente por parecernos desorbitado en nuestro caso llegar con esos inventarios a calcular en micras los datos de un problema en cuyos resultados son perfectamente admisibles los errores de un metro. Nuestro trabajo tiene el carácter general y básico que puede tener una triangulación, para la que nunca estuvo indicado el uso del microscopio.» Y «es innegable que mucho de lo hoy publicado sobre tales temas queda reducido a verdaderos alardes de glosología y de liturgia, sin más finalidad, al parecer, que la de prestigiar la ciencia a base de su incomprensión por los profanos.»

b) La escuela aparentemente «eclectica», representada por Rivas y Bellot. No es fácil definirla. Combina más bien de una manera indistinta conceptos de H. del Villar, Clements y Braun-Blanquet, Rübél, Brockmann-Jerosch; en general, sigue unas bases de fisiognomía-dominancia en la descripción de las comunidades, distinguiendo las seriales de las subseriales, si bien emplea gran parte de la metodología de la escuela de Zurich-Montpellier (p. e.: especies exclusivas, electivas, etc., pero no ordena los cuadros estadísticos de asociación según las especies características de la asociación, alianza, etc.), y hasta cierto punto sigue las categorías jerárquicas tales como alianza (p. e.: *Pinion halepensis* Rivas, 1946). Distingue entre asociación concreta (es decir: la de la estación individual) y la asociación *sensu amplo*, de la cual Rivas & Bellot (1945) dicen: «Al estudiarlas (asociaciones) en conjunto, es indudable que entramos en un concepto más amplio de las asociaciones, es decir, en las alianzas de asociación, que se refieren en este caso, a nuestra comarca (Despeñaperros, Santa Elena), y resultan así alianzas comarcales o subalianzas (en sentido amplio), lo que para otros autores como H. del Villar, siguiendo a Clements, son sus «climax» colectivas.»

c) La escuela de Zurich-Montpellier, que siguen los españoles Bolós y Bolós, Font-Quer, etc. Su discusión se hace más adelante.

Como Segadas-Vianna (1951) ha señalado recientemente, la mayoría de los ecólogos coinciden en que existen en la Naturaleza unidades más o menos concretas y reconocibles: las asociaciones individuales. En otras palabras, reconocemos que la vegetación de una región dada se puede dividir en comunidades que se caracterizan por su composición florística, fisiognomía, ecología. Estas son las unidades de vegetación que nosotros distinguimos en el campo. El desacuerdo comienza cuando intentamos reunir estas comunidades individuales en categorías más amplias, en asociaciones abstractas. Delimitar y caracterizar las asociaciones abstractas es un problema todavía no resuelto y corrientemente se emplean cuatro interpretaciones.

El concepto de asociación, tal como lo utilizan las principales escuelas de fitosociología, es demasiado bien conocido para necesitar repetirlo aquí. En resumen, son:

1) La asociación fisiognómico-ecológica-florística de la escuela de Clements, que corresponde a grandes unidades florísticas, dentro de las formaciones de «climax» climática de esta escuela. En consecuencia, resultan muy grandes y contienen varias asociaciones de las otras escuelas. Apenas pueden considerarse como unidades naturales.

2) La asociación de constancia-dominancia de la escuela escandinava o de Upsala, que define la asociación sobre la base de las especies constante-dominantes. De aquí resulta un gran número de pequeñas asociaciones. Segadas-Vianna (l. c.), dice de este método que es más artificial que el de la escuela de Zurich-Montpellier, pero no, como él parece sugerir, por razón del número elevado de pequeñas asociaciones (que seguramente conduce a unidades más naturales), sino a causa de los métodos empleados en su delimitación.

3) La asociación florístico-estadística de la escuela de Zurich-Montpellier, que define la asociación en relación a sus especies características, es decir, especies que son exclusivas a la asociación, o cuando menos raras en otras asociaciones, dentro del área. La delimitación de este tipo de asociación depende, pues, del concepto de *fidelidad*, considerando especies características aquellas que tienen un alto grado de fidelidad hacia la asociación. La fidelidad se determina subjetivamente y además su valor es más o menos local.

4) La asociación de florístico-dominancia tal como la emplea Tansley; se puede llamar a ésta la escuela inglesa. Aquí la asociación se usa casi en su sentido original (Humboldt 1805). La diferencia de asociaciones es una diferencia de *especies* dominantes, es decir, una diferencia florística en contraste con una diferencia puramente de la vegetación (Tansley, 1939: 230). Huguet del Villar sostenía una noción similar de la asociación. La define así: «una cohabitación botánica individualizada por su composición florística».

Las asociaciones de estas escuelas son, respectivamente, o demasiado grandes o demasiado pequeñas, o demasiado artificiales o demasiado vagas

En 1926 el ecólogo americano Gleason propuso el concepto «individualístico» que considera la asociación como un conjunto de individuos de aquellas especies que son disponibles y ecológicamente capaces de sobrevivir en una estación determinada, pero que una vez instalados son más o menos independientes, es decir, que no hay interacción o que no se afectan los unos a los otros. Esto se puede contrastar con el concepto de asociación como un organismo o quasi-organismo (Tansley); o desde otro punto de vista contrasta con el concepto de asociación homologable con la especie. El concepto «individualístico» no reconoce esta homología.

Posteriormente, Gleason (1939) amplió su concepto y fué seguido por Cain (1947), quien apoyó y reforzó la idea del concepto individualístico de la asociación. Segadas-Vianna (1951) señala que sólo dos ecólogos expresamente se adhieren a esta nueva escuela, del Villar (1929) y Gaussen (1933). Sin embargo, en su manual de Geobotánica, del Villar no hace referencia concreta al concepto individualístico, y la única evidencia que puedo hallar en su trabajo apoyando esta teoría es cuando dice, en la discusión de fidelidad: «¿Existen realmente, aparte de la simbiosis, relaciones directas, de un objetivismo social, entre las plantas que cohabitan?» (1929, p. 99) (1).

Una ampliación adicional del concepto individualístico lo da

(1) En el artículo «asociación» en el Diccionario de Botánica de la Editorial «Labor» (en prensa), del Villar mantiene las mismas ideas que en su «Geobotánica» y no hace referencia al concepto individualístico.

Cain (1947), cuando dice: «Los miembros de una especie están relacionados mediante la descendencia y reproducen su linaje; los miembros de una asociación no tienen tal conexión genética. Llegan a su fase más o menos similar mediante el camino de sucesión desde unos comienzos muy diversos, y reproducen su linaje únicamente a través de unos procesos muy indirectos y dilatorios.» Y «Precisamente en la medida en que son individualísticas las áreas de las especies, así las asociaciones deben ser individualísticas, puesto que ellas no pueden ser más amplias que el territorio de superposición de las áreas de las especies las cuales comprenden.» Por ello, la composición de una comunidad determinada depende de un número de factores accidentales: las especies disponibles para la colonización, sus características ecológicas, la posibilidad y la duración del tiempo aprovechable para la colonización de la estación, etc.

Recientemente dos investigadores han sumado nuevo apoyo a la teoría. Segadas-Vianna (1951) ha publicado un estudio de comunidades de *Typha* en un condado de Michigan (EE. UU.); dentro de un área pequeña el autor examinó 52 estaciones de la comunidad de *Typha* sin, como dice, una idea preconcebida de tomar tan sólo las estaciones características. Es decir, las tomó tal como las encontró en el campo. El halló que no era posible clasificar las estaciones sobre una base de florística o ecología: ninguna de las especies resultó ser característica en el sentido de Braun-Blanquet, ni ninguna de las demás especies, distinta de *Typha*, tenían una dominancia constante (*sensu* Du Rietz). Concluye que el concepto individualístico de la asociación no sólo es válido desde el punto de vista florístico, sino también desde el de la ecología. El segundo trabajo lo realizó Grie-Smith (1952) en la selva tropical de Trinidad, en el bosque primario. Estimó estadísticamente los números de presencia conjunta de pares de especies, tanto los previsibles como los observados y vió que había muy escasa interdependencia, es decir, asociación, entre especies, y ninguna indicación significativa (en el sentido estadístico) de ordenación (*non-randomness*) en la distribución de los individuos de las especies. Como resultado de esta evidencia llegó a dudar si el concepto de la asociación como organismo complejo podía aplicarse al tipo de bosque tropical estudiado por él.

La conclusión obvia que se puede sacar de toda esta eviden-

cia es que hacen falta muchas más investigaciones en todos los tipos de comunidad antes de que el problema pueda ser resuelto de un modo definitivo. Y el principal objeto de esta publicación es sugerir a los fitosociólogos españoles que tengan siempre *in mente* esta controversia, en sus trabajos futuros con objeto de que puedan proporcionar datos en apoyo o en contra de la teoría individualística. En la actualidad existe la tendencia entre muchos fitosociólogos de realizar sus investigaciones sin meditar sobre la validez de los conceptos que emplean.

A causa del amplio uso de los métodos de la escuela de Zurich-Montpellier en España, su concepto de la asociación será considerado aquí con más detalle. La definición depende primordialmente de la idea de especies características, es decir, especies que están completamente o casi completamente confinadas a una comunidad determinada. En otras palabras, la asociación se define por las especies que la caracterizan. Los defectos de tal sistema son obvios: la definición supone lo que hay que definir. La fidelidad, como ya se ha señalado, es un fenómeno local, y para su determinación es preciso un conocimiento completo de todas las comunidades de una región dada. (En la práctica, sin embargo, varias asociaciones han sido denominadas sin este previo conocimiento.) Por consiguiente, su determinación es más o menos subjetiva. Ciertamente esta falta de objetividad me parece el defecto mayor del sistema de Zurich-Montpellier, y lleva a un alto grado de selección de ejemplos en la práctica (sea inconsciente o no), y a la artificialidad. Cabe sugerir que el aparente éxito del sistema (pues ha tenido gran éxito, al menos superficialmente, si uno juzga por la gran cantidad de documentación publicada) se debe a una gigantesca escala de coincidencias. O sea, que por razón de subjetivismo ha sido posible seleccionar asociaciones que apoyan sus principios básicos. Además, hay que tener en cuenta que a pesar de la cantidad de investigaciones hechas por esta escuela, la totalidad del área es todavía pequeña: partes de Francia, Oeste de Europa, NE. de España y Africa del Norte y tropical. Y muchos ejemplos ha debido descartarlos a causa de las dificultades en su interpretación. No es sabido por gran parte de aquellos que no están familiarizados con el sistema, que las asociaciones de la escuela de Zurich-Montpellier no son, por razón de la pretendida homología con la jerarquía de especie-género-familia

etcétera, agrupaciones aisladas, sino formadas de acuerdo con las especies características que contienen de las propias de Alianza, Orden, etc., además de las especies características de la asociación. Esto conduce, en la práctica, a dejar de lado muchas asociaciones supuestas, como mezclas sociológicas, a causa de su «denegación» a entrar en el esquema general. Así que una comunidad con especies características (es decir, con alta fidelidad hacia la asociación *sensu* Br.-Bl.) pero faltando un claro acompañamiento de especies características de cualquier alianza u orden para proporcionar su afinidad, no pueden ser satisfactoriamente tratadas con arreglo a este sistema (2). Por ejemplo: las comunidades de *Pinetum clusianae* en varias partes de España contienen numerosas especies de las *Querceto-Fagetea*, y numerosas especies de las *Quercetea ilicis*, y queda entonces en el aire en qué categoría superior situarlas; y esto sugiere la artificialidad de las categorías preexistentes. Seguramente serían para Zurich-Montpellier una mezcla sociológica.

Cuando las áreas estudiadas son ampliadas, la debilidad y aparente artificialidad, en especial con relación a las categorías superiores es aun más evidente. Se puede poner el ejemplo de la Alianza *Pinion clusianae*. Braun-Blanquet la incluye en la clase *Querceto-Fagetea* (para Córcega) mientras que en España (como ya he indicado arriba para las comunidades individuales) esto no es válido, como Rivas ((1949) ha señalado, «pues lleva la mayoría de las plantas subordinadas que pertenecen al complejo climácico de la *Quercetea ilicis*». En las sierras de Cazorla, por ejemplo, he observado este fenómeno y he hallado la sencilla explicación de que las comunidades actuales de *Pinus clusiana* son el resultado, en gran parte, de dispersión secundaria, ocupando el nivel superior de la zona previamente dominada por *Quercus ilex* (la comunidad climático-climácica anterior) la cual está en regresión en gran parte como resultado de la acción antropogénica. Las especies subordinadas en el *Pinetum* estabilizado (no transitorio) son en gran parte las mismas del fruticetum y herbetum del prece-

(2) Hay que señalar, sin embargo, que se han propuesto métodos para resolver estos casos dudosos: pero como queda demostrado por E. Meijer Drees (en *Vegetatio*, 2: 43, 1949), su valor es discutible.

dente *Quercetum ilicis*. Las comunidades subseriales del *Pinetum* no pueden ser claramente distinguidas de las del *Quercetum* a causa de que poseen especies comunes. En otras palabras: las especies acompañantes del *Pinetum* están determinadas en gran parte por causas fortuitas o accidentales y no por fidelidad de especies hacia comunidades. Además, un número considerable de especies boreales (*Sorbus aria*, *Acer opalus*, *Helleborus foetidus*, *Buxus sempervirens*, *Prunus mahaleb*, etc.), que son característicos del *Querceto-Fagetea*, entran en la composición de las comunidades del *Pinetum* y del *Quercetum*, y también en las comunidades mezcladas *Pinus-Quercus*. Análogamente, estas especies cabe explicarlas como de presencia fortuita: ellas sugieren firmemente la existencia anterior en estas montañas de bosques de *Fagus* o *Quercus pubescens*; su presencia actual puede considerarse como reliquia y resultante de la historia fitogeográfica de la región. Ciertamente caracterizan el actual *Pinetum* pero no pueden ser consideradas especies características en el sentido de Braun-Blanquet, como mostrando alta fidelidad hacia la comunidad, por que su presencia, como ya he dicho, es fortuita y no veo que puede ser interpretada de otro modo que en conceptos de disponibilidad en el área durante el tiempo de colonización, aptitud ecológica para sobrevivir en la nueva comunidad dominante (*Pinetum* o *Quercetum*), etc. Esto contrasta con el Norte de España, donde Bolós y Bolós citan una proporción similar de especies del *Querceto-Fagetea* y *Querceto-Ulicitea* en el *Quercetum ilicis mediterraneo-montanum* de la comarca barcelonesa (1950, p. 156); aquí la explicación se funda aparentemente en la confluencia de las áreas del *Quercetum* con el más septentrional *Quercetum pubescentis*, etc. (cf. Braun-Blanquet, 1932, p. 19).

La fidelidad es empleada por la escuela de Zurich-Montpellier sólo en el sentido de fidelidad *hacia la asociación*, es decir, una fidelidad sociológica como opuesta a una ecológica o geográfica. Pero como he intentado indicar arriba, fidelidad no tiene realidad como un fenómeno sociológico: es en gran parte el reflejo de fidelidad ecológica o geográfica. Se puede hablar de la fidelidad de una especie hacia una *estación* (habitat) determinada, pero no de fidelidad hacia una comunidad. El hecho de que ciertas especies están confinadas a estaciones particulares en una región determinada es un fenómeno ecológico-histórico, y es esencialmente

independiente de la composición específica de las comunidades que ocupan aquellas estaciones. En otras palabras, la aparente limitación de especies a comunidades determinadas depende del hecho de su restricción a ciertas estaciones, y la composición específica de la comunidad, ocupando las estaciones, es incidental y secundaria.

En la escuela de Zurich-Montpellier parece que hay una identificación de la asociación con el habitat; los dos conceptos los utilizan indistintamente en algunos trabajos (v. F. R. Barucha y P. J. Dubash: *The problem of nitrophily. Vegetatio* 3 : 183, 1951). Precisamente, este no discernir un concepto de otro, parece un defecto esencial. El hecho natural e indiscutible es que existe un determinado número de especies que tienen exigencias ecológicas más o menos limitadas y precisas que pueden convivir o no y hallarse presentes de una manera más o menos fortuita en una estación determinada, pero opino que este hecho natural no autoriza a crear artificiosamente, utilizando un método selectivo, comunidades florísticas con categoría de asociación en el sentido de la escuela de Zurich-Montpellier, y a partir del criterio de la fidelidad social hacia un conjunto florístico abstracto definido que en la naturaleza no existe realmente como tal abstracción. La diferencia importante entre el habitat y la comunidad es que en el primero pueden hallarse ciertas especies o no, por causas ajenas a la fidelidad social; en la asociación, en cambio, es preciso la existencia de un cierto conjunto de especies, sin cuya condición tal asociación no existiría. En otras palabras, el habitat no exige la presencia de determinados conjuntos de especies; la asociación, sí.

No quiero sugerir que se abandone el concepto de fidelidad, sino que sea purgado de sus implicaciones teleológicas y considerado como un concepto artificial cuando sea empleado en un sentido sociológico. Resulta, naturalmente, que las asociaciones basadas en tal concepto son también abstracciones artificiales.

II. EL PROBLEMA DE LA COMUNIDAD RUPÍCOLA

La delimitación de las comunidades rupícolas presenta sus problemas particulares. Es mi intención aquí tratar de los proble-

mas de la delimitación de comunidades concretas (las asociaciones individuales) que se encuentran en el campo, en distinción a las comunidades en el sentido abstracto. La ecología y fitosociología de las comunidades rupícolas han recibido poca atención, en gran parte, por causa de la dificultad de tratarlas satisfactoriamente.

Una de las características más chocantes de estas comunidades es su frecuente riqueza en especies endémicas y relictas, y su estudio puede ofrecer muchas indicaciones a la historia fitogeográfica de las regiones en cuestión. Es un fenómeno muchas veces observado el que muchas especies rupícolas parecen estar limitadas a ciertos tipos de estación, al menos localmente, y son muy restringidas en su distribución. Los límites geográficos de las comunidades, como Davis (1951, p. 66) ha señalado, están determinados primeramente por el clima, y su distribución local por la disponibilidad de exposiciones adecuadas de la roca. Todo esto es, naturalmente, una expresión de la distribución y limitación de sus especies constitutivas.

Davis (l. c.) expone los factores más importantes que determinan la composición de estas comunidades: a) *orientación* —si la superficie de la roca mira al norte o al sur es aparentemente importante, b) *cantidad de luz* —depende de la orientación y es de considerable importancia fisiológica, c) *ángulo de inclinación* —ésta caracteriza en gran parte los diferentes microhabitats de la superficie de la roca, d) *cantidad de agua subterránea* —importante en rocas calizas altas, e) *viento* —produce muchas adaptaciones xeromórficas, f) *insolación* —aún sin investigar. Para más detalles se debe consultar la publicación de Davis.

El punto principal que quiero desarrollar aquí es la limitación de especies a microhabitats, dentro de la superficie general de la roca (macrohabitat). Seis microhabitats de roca firme ha diferenciado Davis en Palestina, y encuentro que esto coincide exactamente con lo que he observado en España (probablemente son válidos para la totalidad de la región mediterránea). Estos son: superficie horizontal (pavement), roca inclinada, roca vertical, debajo de roca saliente (overhanging rock), grieta escalonada (step-crevice) y borde (ledge) que son todos microhabitats de casmófitos, excepto el borde que es de comófitos (fig. 1). Los pedregales que están formados de rocas no consolidadas no se consideran aquí. Estos micro-

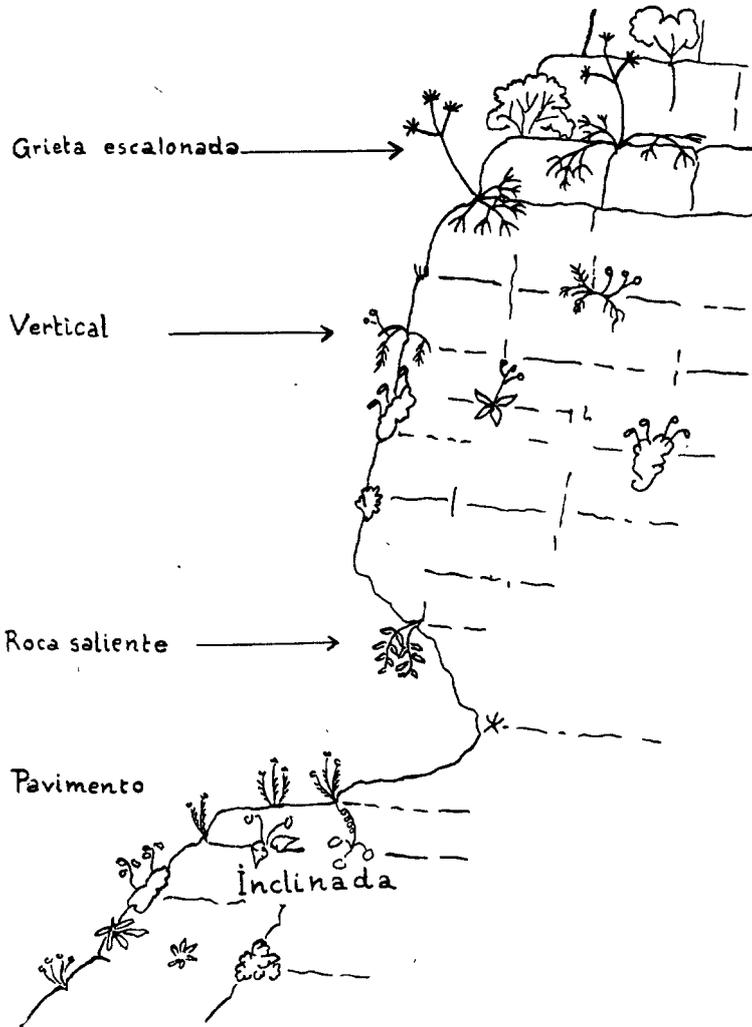


Fig. 1.—Diagrama de los principales habitats casmofíticos (modificado de P. H. Davis).

habitats se pueden distinguir en general, pero no deben ser considerados como constituyendo una clasificación rígida. También se puede reconocer subdivisiones de igual importancia en ciertos casos. Estas observaciones se limitan a rocas calizas que predominan en la región mediterránea. En la práctica, cualquier superficie grande de roca muestra generalmente un número de estos microhabitats y se reflejan en las diversas agrupaciones de las especies que los ocupan. Los microhabitats de roca vertical y debajo de roca saliente están habitados por especies que son más o menos exclusivamente casmófitas.

Se ha notado una considerable fidelidad de especies, aun aquellas que no son exclusivamente casmófitos, hacia ciertos tipos de microhabitats, y en el caso de rocas verticales las especies en cuestión están no sólo casi totalmente confinadas a habitats rupícolas, sino también ampliamente restringidas a rocas verticales. Por esta razón, un gran número de las comunidades rupícolas (sean asociaciones individuales o tipos de asociación) que se han descrito, forman unidades no naturales. La unidad básica y concreta corresponde a la agrupación hallada en el microhabitat; ésta puede ser llamada la *microasociación*. Así que el microhabitat es, en gran escala, el determinante de la comunidad rupícola, es decir: las agrupaciones comprenden las especies que habitan los mismos o relacionados microhabitats, y no aquellas que habitan la superficie total de la roca (macrohabitat).

Las condiciones ecológicas dentro de cada tipo de microhabitat no han sido investigadas; existen, por ejemplo, diferencias considerables entre las diversas grietas de las rocas; cualquier botánico de campo habrá observado que muchas de las grietas en una superficie de rocas no están ocupadas, aunque son aparentemente idénticas con aquellas que han sido colonizadas. Profundidad, suelo, humedad, pueden ser los factores operantes aquí. Así que hasta dentro del microhabitat parece que hay aún más diferenciación—cada especie está más o menos confinada a un cierto tipo de grieta, y dominancia, es, por consecuencia, de estimación difícil a menos que se haga un estudio minucioso de las condiciones que prevalecen en los microhabitats.

En la práctica, para la delimitación de comunidades rupícolas es necesario considerar cada microhabitat como uniforme, e ignorar las pequeñas variaciones de las grietas de rocas, etc.

Se puede criticar que las microasociaciones así definidas son demasiado pequeñas para el uso práctico, como en el caso de las pequeñas asociaciones (después llamadas *sociaciones*) empleadas por Du Rietz, Osvald, etc., pero es mi opinión que tales son las únicas unidades concretas florístico-ecológicas que pueden ser reconocidas en la vegetación rupícola. En comparación con las grandes asociaciones halladas en otros tipos de vegetación son fenómenos relativamente pequeños, pero su importancia es primaria y no secundaria. Ciertamente, este método de delimitar microasociaciones rupícolas implica bastante más trabajo en el campo, puesto que hay que tener en consideración las preferencias ecológicas de cada especie individualmente; pero es preciso realizarlo si tales comunidades han de tener validez (3).

Una de las mayores ventajas de este sistema propuesto es que evita mezclas ecológicas y las consiguientes falsas interpretaciones de las preferencias ecológicas de las especies. Esto queda bien demostrado en el estudio de Cuatrecasas sobre la ecología de *Viola cazorlensis* (v. Melchior & Cuatrecasas: 1936, p. 736 s.). Cuatrecasas dice de *Viola cazorlensis* que no se encuentra en las asociaciones más típicas de su alianza *Saxifragion camposii* propuesta para partes de la sierra de Cazorla y macizo de Mágina (pero sin indicación precisa de su supuesta distribución), sino en las facies más xerofíticas subcaracterizadas por *Sarcocapnos crassifolia*, *Galium erythrorrhizum* o *Helianthemum frigidulum*. Mi propia experiencia en las sierras de Cazorla es que la *Viola* se encuentra generalmente en habitats más o menos mesofíticos. Un ejemplo puede ser tomado de la *associetas*:

Sarcocapnetum crassifoliae *Alysetum (Ptilotrichetum) reverchonii* Cuatr.

<i>Sarcocapnos crassifolia</i> var. <i>speciosa</i> .	ÅS - CM
<i>Ptilotrichum reverchonii</i> .	ÅS - CM
<i>Saxifraga rigoi</i> .	ČM
<i>Saxifraga camposii</i> .	ČM
<i>Linaria anticaria</i> var. <i>cuartanensis</i> .	Š

(3) J. RIOUS y P. QUEZEL (en *Vegetatio*, 2: 1 1949), en un estudio sobre las agrupaciones endémicas rupícolas de los Alpes Marítimos, emplean microasociaciones similarmente confinadas a ciertas exposiciones de rocas, dentro de las normas de la escuela de Zurich-Montpellier.

<i>Viola cazorlensis.</i>	§
<i>Geranium cataractarum.</i>	§
<i>Erinus alpinus</i> var. <i>parviflorus.</i>	§

descrita por Cuatrecasas de los peñascos de Los Organos, S. de Cazorla, 1150 m. s. m. (He respetado el engorroso simbolismo de del Villar para la sociabilidad y abundancia, por resultar difícil interpretarlo en la metodología de las otras escuelas.) Ahora bien, la *Sarcocapnos* está casi siempre confinada en sitios secos, debajo de rocas salientes (por lo menos en Cazorla), *Ptilotrichum reverchonii*, en caras verticales \pm soleadas; *Viola cazorlensis*, en laderas ligeramente sombreadas o en rocas subverticales; las *Saxifraga*, en rocas similares pero más expuestas; *Geranium cataractarum* es una especie umbrófila hallada generalmente en las rocas sombreadas debajo de rocas salientes; así que dentro de la «asociación» de Cuatrecasas hay varias unidades, y la *Viola independientemente* tiene su microhabitat más o menos fresco, como sucede con el *Geranium*, dentro de una comunidad falsa, que es *superficialmente* xerófila a causa de la predominancia de especies xerófilas o heliófilas. En la Fuente de Umbría, en la misma sierra, he visto la agrupación descrita por Cuatrecasas (l. c.), de *Viola cazorlensis*, con *Sarcocapnos crassifolia*, *Galium erythrorrhizum* y *Geranium cataractarum* —igualmente especies con distintas preferencias de microhabitat, y el *Geranium*, indicando un cierto grado de humedad y sombra que favorece a la *Viola* y explica en parte su presencia. Sin mayor información uno puede inclinarse a interpretar estas comunidades de *Viola cazorlensis* como xerófilas, a causa de la presencia de *Galium*, *Saxifraga*, etcétera. En fin, la variación dentro de una estación determinada es tal, que las corrientemente descritas «asociaciones», de las que se ignoran los microhabitats, dan una expresión falsa de la ecología de sus especies. La aparente homogeneidad de las «comunidades» rupícolas en muchos casos parece ser debida al hecho de las similares combinaciones de los microhabitats que se presentan juntos en distintas estaciones (macrohabitats) con las mismas condiciones ecológicas y climáticas generales. Cuando las combinaciones de microhabitats son distintas, en las diferentes estaciones, las especies constituyentes difieren. Las especies con grandes amplitudes ecológicas se suman a la variación en las lla-

madras asociaciones; *Viola cazorlensis* se halla generalmente en grietas de rocas inclinadas o subverticales y la acompañan, naturalmente, las especies que tienen las mismas preferencias de microhabitat, como la *Viola* tiene una amplia tolerancia, se encuentra en un ámbito altitudinal muy grande y suele estar acompañada de especies con tolerancias similarmente amplias *en general*, y *localmente*, por aquellas especies que prefieren el mismo tipo de microhabitat, pero están restringidas por varias razones a ciertas zonas altitudinales.

Otro ejemplo es la siguiente agrupación rupícola con facies mesofítica que se halla, bien desarrollada, en los peñascos con exposición norte del Tranco de los Toriles, en la sierra de Cazorla. Superficialmente parece, en el campo, una comunidad homogénea y bien definida.

Alt.: 1.170 m.	<i>Potentilla caulescens villosa</i>	2.2
Exp.: N.	<i>Adiantum capillus veneris</i>	+ .3
Area: 4·m ² .	<i>Juncus</i> sp.	+ .2
Cobertura: 10-15%.	<i>Campanula mollis giennensis</i>	+ .1
	<i>Parietaria ramiflora</i>	+ .1
	<i>Ballota hispanica</i>	+ .1
	<i>Chaenorrhinum villosum</i>	+ .1
	<i>Teucrium rotundifolium</i>	+ .1
	<i>Sarcocapnos baetica</i>	+ .1
	<i>Asplenium rutamuraria</i>	+ .1

con *Ruscus aculeatus* y *Crataegus monogyna* var. en un hueco dentro de la misma área.

En caras verticales está representada por la siguiente unidad (microasociación).

	<i>Sarcocapnos baetica</i>	+ .2
Area: 6 m ² .	<i>Potentilla caulescens</i> var.	+ .1
Cobertura: 5%.	<i>Chaenorrhinum villosum</i>	+ .1

La *Sarcocapnos* está incluida aquí porque crece debajo de rocas ligeramente salientes que apenas difieren de la superficie general.

En rocas inclinadas cóncavas:

	<i>Teucrium rotundifolium</i>	+ .1
	<i>Campanula mollis giennensis</i>	+ .1
	<i>Parietaria ramiflora</i>	+ .1
	<i>Sedum album micranthum</i>	+ .1

Esta agrupación, en general, es una mezcla ecológica, y supongo que corresponde, para la escuela de Zurich-Montpellier, a una mezcla sociológica; pero en vez de descartarla como tal, es posible separar de la mezcla microasociaciones más o menos bien definidas que corresponden a los microhabitats, como lo demuestran las dos microasociaciones aisladas anotadas arriba.

Un punto que ha surgido claro del problema de las comunidades rupícolas, tratadas por este método, consiste en que los métodos de la escuela de Zurich-Montpellier, para delimitar asociaciones, no parecen válidos en algunos casos, por causa de las mezclas sociológicas halladas *dentro de algunos microhabitats*. Esto se debe, aparentemente, a la amplia tolerancia de ciertas especies y está demostrado en los siguientes ejemplos:

En un peñasco saliente e inclinado, de caliza dura agrietada, sombreada por rocas gigantescas, con un ligero desarrollo de toba a lo largo de los filones, en el Arroyo de los Ocinos, cerca de La Iruela (Jaén), he notado:

Exp.: NNE.	<i>Adiantum capillus-veneris</i>	1 . 1
Area: 5 m ² .	<i>Trachelium coeruleum</i>	+ . 1
Incl.: 45°.	<i>Potentilla caulescens villosa</i>	+ . 1
Alt.: 800 m.	<i>Campanula mollis giennensis</i>	+ . 1

En facies más secas de la roca la *Potentilla* es dominante

Area: 5 m ² .	<i>Potentilla caulescens villosa</i>	2 . 2
	<i>Adiantum capillus-veneris</i>	+ . 1

y en rocas verticales:

	<i>Sanguisorba rupicola</i>	3 . 2-3
	<i>Potentilla caulescens villosa</i>	+ . 1

En estos ejemplos *Potentilla caulescens* se halla en el mismo microhabitat que *Adiantum capillus-veneris*, aunque pertenecen, según Zurich-Montpellier, a distintas alianzas, incluso órdenes, así como en microhabitats más típicos (con *Sanguisorba rupicola*). Un ejemplo más chocante lo tenemos en el cuadro acompañante de las estaciones dominadas por el extraordinario troglodita *Pinguicula vallisnerifolia*.

Localidad 1. Cascada de la Cueva del Puercu, en rocas secas calizas salientes, a 2 m. de distancia de las rocas húmedas de la cascada.

- Localidad 2. Chorradillo de la Magdalena, a la sombra de una cueva, en rebordes cubiertos de toba (1-1.5 cm. de profundidad).
- Localidad 3. Chorradillo de la Magdalena, en rocas salientes húmedas al lado de una cascada; roca madre caliza, con una capa superficial de toba (1.5-2 cm. de profundidad).
- Localidad 4. Tranco de los Toriles, roca madre caliza; las plantas enraizadas en toba (2-3 cm.).
- Localidad 5. Tranco de los Toriles, roca madre caliza, con ligero desarrollo de toba en las partes húmedas (1-2 cm.).
- Localidad 6. Cueva de las Iglesias, caras más o menos verticales; roca madre caliza, capa superficial de toba (1.5-2 cm.), cobertura 10%.
- Localidad 7. Ditto, cobertura 50-60%.
- Localidad 8. Cueva de las Iglesias, suelo inclinado de la cueva; roca madre caliza, con capa superficial de toba (2 cm.), cobertura 15%.
- Localidad 9. Cueva de las Iglesias, caras verticales debajo de rocas ligeramente salientes, cobertura 25%.
- Localidad 10. Cueva de las Iglesias, rocas más o menos verticales, roca madre caliza, capa superficial de toba (1.5-3 cm.), cobertura 15%.
- Localidad 11. Cueva de las Iglesias, escarpes inclinados al borde de un chorro (70° inclinación), cobertura 25%.
- Localidad 12. Cueva de las Iglesias, rocas más o menos verticales, coberturas 30%.
- Localidad 13. Cueva de las Iglesias, rocas verticales, cobertura 50%.
- Localidad 14. Cueva del Aire.
- Localidad 15. Barranco de las Aguileras.

Todas estas localidades están en las sierras de Cazorla, de la que es endémica la *Pinguicula vallisnerifolia*.

Para cualquier escuela de ecología, estos inventarios son desconcertantes; el hecho más chocante es que las únicas especies con alta presencia o dominancia, a saber: la *Pinguicula* y la *Potentilla*, son muy distintas en sus preferencias ecológicas. De la *Pinguicula* poco voy a decir aquí —se encuentra en el tipo de habitat donde cabe esperarla. Pero la *Potentilla*, en sus varias formas, es una especie característica de roca caliza seca (*Potentilletalia* Br.-Bl.), y que aunque se puede concebirla aquí, si apareciese rara y escasamente en una estación ocasional, como una especie transgresiva (*sensu* Br.-Bl.), la realidad es que se halla en la mayoría de los inventarios y estos inventarios cubren todos los principales habitats de *Pinguicula vallisnerifolia* conocidos. No me parece que 11 de los 15 inventarios puedan ser rechazados como mezclas sociológicas; pero siguiendo las interpretaciones de la

escuela de Zurich-Montpellier, *Potentilla caulescens* tendría una fidelidad de uno y debiera ser llamada una especie accidental, puesto que se halla más abundantemente en otras comunidades en el territorio, y no puede ser llamado entonces una especie característica de la comunidad. Su fidelidad no puede derivarse del esquema para la «demostración objetiva de grados de fidelidad» reproducida en Braun-Blanquet (1936, p. 61).

De los restantes inventarios, el número 1 es fragmentario; el número 14 incluye *Viola cazorlensis*, que puede ser considerada accidental en el sentido que el habitat no es corriente para aquella especie.

De igual modo, el número 11 muestra una mezcla de especies de roca caliza seca y roca caliza húmeda —ejemplos del primero son *Viola cazorlensis*, *Galium frutescens*, *Chaenorhinum villosum*, *Avena filifolia*. Estas son explicadas por la presencia de comunidades de *Viola cazorlensis*, de facies mesofítica en las proximidades de la estación de *Pinguicula*. Presentan un grado bajo de cobertura y «sociabilidad» y tienen poca importancia en la comunidad. Pueden ser consideradas como accidentales (pero teniendo en cuenta que todas las especies son en gran parte accidentales en una comunidad dada). Pero *Potentilla caulescens* tiene un valor de presencia de IV (en la escala I-V), y aparece en el mismo microhabitat que *Pinguicula vallisnerifolia*, ¡enraizado en toba! Por consiguiente, no hay mezcla ecológica con relación a los habitats en cuestión. El alto grado de presencia de la *Potentilla* en estas estaciones parece sugerir una interdependencia sociológica entre aquella especie y la *Pinguicula*, lo que apoyaría la escuela de Zurich-Montpellier, pero como ya se ha dicho, tal interpretación sería rechazada, *a priori*, por que estas especies «pertenecen» a distintos órdenes.

La única interpretación que puedo sugerir es que *Potentilla caulescens* tiene una tolerancia ecológica amplia y que su presencia en las estaciones de *Pinguicula* se debe a la misma clase de factores que operan en el caso de las demás especies de la comunidad, es decir, presencia y capacidad para la colonización, aptitud ecológica, etc. Acepto entonces estas estaciones *individualmente* como asociaciones concretas, las cuales pueden ser agrupadas si se quiere, *artificialmente*, como integrando la asociación de *Pinguicula vallisnerifolia*.

Número del Inventario	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Pres.
Exposición	NO	NO	OSO	NO	NO	E	E	N	E	E	E	N	N	O	N, ONO	
Altitud en m. s. m.	1.075	1.080	1.080	1.140	1.180	1.800	1.800	1.800	1.800	1.800	1.800	1.800	1.800	1.400	1.850	
Area en m ²	10	140	20	25	24	56	9	4.5	25	48	16	18	10	25	20	
<i>Pinguicula vallisnerifolia</i>	+ . 2	2-3 4	2.2	3.3	2.3	1.2	3.4	2.1	2.2	2.1-2	2.2	2.1	3 2	+	+	V
<i>Potentilla caulescens villosa</i>	.	1-2.2	.	+ . 1	2.1	1.1	2.2	.	2.2	1.1	+ . 1	2.1	2.1-2	+	+	IV
<i>Viola cazorlensis</i>	.	.	.	+ . 1	+ . 1	.	.	+	.	I
<i>Menyanthes trifoliata</i>	.	.	.	+ . 1	I
<i>Adiantum capillus-veneris</i>	.	1-2.2	2.2	+ . 1	+	.	II
<i>Hypericum tomentosum</i>	.	.	+ . 1	+ . 1	1.1	1.1	II
<i>Schoenus nigricans</i>	.	1.2	I
<i>Clematis vitalba</i>	.	+ . 1	I
<i>Thalictrum speciosissimum</i>	.	+ . 1	I
<i>Ficus carica</i>	.	+ . 1	+ . 1	I
<i>Lonicera etrusca</i>	.	+ . 1	I
<i>Rubus thyrsoides</i>	.	.	+ . 1	I
<i>Juncus articulatus</i>	.	.	+ . 1	+ . 2	1.2	II
<i>Aquilegia vulgaris hispanica</i>	+ . 1	.	.	.	+ . 1	+ . 1	.	+ . 1	.	.	II
<i>Moehringia intricata rivularis</i>	+ . 1	I
<i>Valeriana tuberosa</i>	+ . 1	+ . 1	.	+ . 1	I
<i>Galium frutescens</i>	+ . 1	I
<i>Sonchus aquaticus</i>	+ . 1	I
<i>Crepis sp. (veg.)</i>	+ . 1	I
<i>Chaenorrhinum villosum</i>	+ . 1	I
<i>Hieracium sp. (veg.)</i>	+ . 1	I
<i>Avena filifolia</i>	+ . 1	.	.	+	.	I
<i>Teucrium rotundifolium</i>	I
<i>Campanula mollis giennensis</i>	+ . 1	+	.	II
<i>Anthyllis ramburei</i>	+	+	I
<i>Galium sp.</i>	+ . 1	.	.	.	+	I
<i>Salomus valerandi</i>	+ . 1	.	.	.	+ . 1	I
<i>Jasione glutinosa</i>	+	I
<i>Hedera helix</i>	+ . 1	I

El primer símbolo "+ . 1, 2 . 3, etc." se refiere al índice combinado de abundancia y cobertura (escala + . 5) y el segundo símbolo al índice de sociabilidad (escala de 1 . 5).

Deseo expresar mi gratitud al doctor Emilio Guinea, por la discusión de muchas de las ideas que mantengo aquí y por ayudarme a escribir este trabajo en español.

INSTITUTO BOTÁNICO A. J. CAVANILLES
Real Jardín Botánico
Madrid, noviembre 1952

BIBLIOGRAFÍA

- BOLÓS, A. DE y BOLÓS, O. DE (1950): *Vegetación de las comarcas barcelonesas*. «Inst. Esp. de Estud. Mediterr.», Barcelona.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1932): *Plant Sociology*, transl. G. D. Fuller y H. S. Conard. New York y London: McGraw-Hill Book Company, Inc.
- (1936): *La Chênaie d'Yeuse méditerranéenne «Quercion ilicis»*. Monographie phytosociologique. «Mem. Soc. Nat.», Nîmes, núm. 5.
- CAIN, S. A. (1947): *Characteristics of natural areas and factors in their development*. «Ecol. Monogr.», 17: 185.
- CEBALLOS, L. y ORTUÑO, F. (1951): *Estudio sobre la vegetación y flora forestal de las Canarias Occidentales*. «Inst. Forest. Investig. Experienc.», Madrid.
- DAVIS, P. H. (1951): *Cliff vegetation in the Eastern Mediterranean*. «Journ. Ecol.», 39: 63.
- GAUSSEN, H. (1933): *Géographie des Plantes*. Paris: Colin.
- GLEASON, H. A. (1926): *The individualistic concept of the plant association*. «Bull. Torrey Bot. Club», 53: 7.
- (1939): *The individualistic concept of plant association*. «Amer. Midl. Nat.», 21: 92.
- GRIEG-SMITH, P. (1952): *Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities*. «Journ. Ecol.», 40: 316.
- HUGUET DEL VILLAR, E. (1929): *Geobotánica*. Barcelona: Editorial Labor, S. A.
- LOSA ESPAÑA, M., RIVAS GODAY, S. y MUÑOZ MEDINA, J. M. (1949): *Botánica descriptiva*. Granada, publicado por los autores.
- MELCHIOR, H. y CUATRECASAS, J. (1936): *La «Viola cazorlensis», su distribución, sistemática y biología*. «Cavanillesia», 7: 133.
- RIVAS GODAY, S. y BELLOT RODRÍGUEZ, F. (1945): *Estudios sobre la vegetación y flora de la comarca Despeñaperros-Santa Elena*. ANAL. JARD. BOT. MADRID, 5: 377.
- (1946): *Excursión a Mallorca*. «Anal. Inst. José Celestino Mutis Farmacognosia», 4: 139.
- SEGADAS-VIANNA, F. (1951): *A phytosociological and ecological study of cattail stands in Oakland County, Michigan*. «Journ. Ecol.», 39: 316.
- TANSLEY, A. G. (1939): *The British Islands and their vegetation*. Cambridge, University Press